ADANSONIA, ser. 2, **12** (2) : 245-252. 1972.

GLOSSOLOGIE DE L'ÉPILLET

par H. JACQUES-FÉLIX

SUMMARY : Revision of agrostological terms concerning the spikelet. Proposition of the french term anthécie.

Dans un article récent, T. R. SODERSTROM et le regretté F. A. MC CLURE **(12)**[1], ont attiré l'attention sur quelques termes diversement interprétés depuis leur introduction dans les textes agrostologiques.

Nous référant seulement à quelques auteurs, parmi ceux très nombreux qui ont contribué à l'organographie des Graminées, nous allons reprendre la question pour l'ensemble de l'épillet, ce qui nous amènera à évoquer quelques théories concernant la fleur proprement dite.

Épillet (*spicula :* petit épi). — Introduit par LINNÉ, ce terme s'est toujours maintenu et est définitivement admis dans le sens d'inflorescence élémentaire des Graminées. Antérieurement, certains auteurs, dont TOURNEFORT, utilisaient le terme de « locuste », que P. DE BEAUVOIS aurait voulu maintenir, car il réservait celui d'épillet, ou épiet, aux différentes parties des inflorescences composées, tels que les racémules de la Sétaire verticillée, par exemple.

Glumes (*glumae :* pellicules du grain). — La désignation des deux bractées qui délimitent l'épillet est également restée stable. Sériées sur la rachéole, on les nomme respectivement glume inférieure (parfois absente) et glume supérieure. Ces deux pièces ont été réunies en une seule unité, nommée « bale »[2] par P. DE BEAUVOIS **(14)** et « glume », au singulier, par A. DE CANDOLLE **(3)**. Inversement, glumes et lemmas sont parfois confondues et affectées d'un numéro d'ordre : glume I, II, III, IV, etc.

1. Les chiffres gras entre parenthèses renvoient à la bibliographie.
2. Bale = bâle = balle. Du vieux français baller (vanner). Ce qui est séparé du grain par vannage ou soufflerie après ballage.

Cette méthode, qui est encore préférée par certains descripteurs, a sa logique puisqu'il n'y a aucune différence organique entre une glume vide et une lemma axillant un pédicelle floral.

Glumelle inférieure, lemme (*lemma* = λεμμα : pelure, écorce). — Cependant, la lemma est si étroitement liée au développement de la fleur qui est à son aisselle, qu'il est préférable de la distinguer des glumes proprement dites et de la préfeuille suivante. Chez quelques Graminées il peut y avoir plusieurs glumes passant insensiblement à l'état de lemma. Mais le plus souvent, même lorsque la fleur en est avortée, la première lemma est immédiatement distincte des glumes sous-jacentes.

En 1906, Ch. V. Piper (**16** p. 8), ignorant que O. Stapf distinguait déjà les deux glumelles en valva et palea, a proposé le terme de lemma, car, disait-il « The use of a single distinctive name for each part of the grass spikelet seems much preferable to the employment of such general terms as bract, bractlets, and scales ». Utilisé depuis par les Américains, il ne s'est guère généralisé qu'à partir de 1926, quand O. Stapf, puis C. E. Hubbard, l'ont adopté au détriment de valva pour uniformiser le vocabulaire agrostologique [1].

Il est cité par W. T. Stearn (**20**), et G. Usher (**22**) en donne cette définition : « The outer bract of a grass floret, i.e. has the grass floret in its axile ». En français il est employé au féminin, avec une orthographe latinisée (lemma) ou francisée (lemme).

Glumelle supérieure, paléole (*palea :* paillette, petite paille). — Préfeuille du pédicelle floral, adossée à l'axe de l'épillet, parinerviée, elle est parfois interprétée comme résultant de la soudure de deux pièces. Les deux glumelles, lemma et paléa, bien que membres de deux axes différents, sont volontiers confondues sous un nom unitaire en raison de ce qu'elles sont étroitement associées comme enveloppe de la fleur et souvent du fruit. P. de Beauvois avait proposé celui de stragule (*stragulum:* couverture, housse), chacune des pièces étant une paillette. A. de Candolle, après Tournefort, préférait « glumelle », au singulier, chacune des bractées étant une « valve ».

Les termes de valve (*valvae :* les deux parties, pouvant s'ouvrir, [d'une porte], d'une gousse, d'une silique) et de paillette, après avoir été donnés indifféremment à l'une ou l'autre des glumelles, vont s'appliquer respectivement à chacune d'elles. En 1897 Stapf (**17** p. 310) emploie déjà valve et pale, établissant ainsi la distinction nécessaire entre ces deux bractées.

1. Je remercie M. C. E. Hubbard, qui m'a obligeamment fourni des renseignements sur l'historique de lemma et sur les raisons qui ont conduit O. Stapf à utiliser lemma en place de valve et palea en place de valvule.

Lodicules, glumellules (*lodiculae* : petites couvertures). — Ces pièces, plus petites et recouvertes par les précédentes, généralement au nombre de deux, parfois de trois, insérées à la base de l'ovaire, sont agréées comme périanthe par certains, réfutées par d'autres. P. DE BEAUVOIS a introduit ce terme au singulier pour désigner l'ensemble formé des deux ou trois « écailles ». Il critiquait vivement le diminutif de glumellules employé par DESVAUX et par A. RICHARD pour désigner ces pièces qui sont très différentes des glumes et des glumelles. A. DE CANDOLLE maintenait « glumellule », au singulier, pour l'ensemble des écailles. Ce nom longtemps adopté en français, pour désigner chacune des pièces du verticille, cède actuellement la place à celui de lodicule.

Anthoecium (*anthos* = fleur; *oikos* = logement). — O. STAPF a proposé ce terme en 1904 **(18)** pour désigner l'ensemble des organes floraux et des enveloppes. Sa définition : « "*anthoecium*" = "*flosculus*" *autorum; i.e. flos cum bractea (valva) et prophylla (palea) subtendentibus* » est sans ambiguïté. L'anthoecium comprend bien la fleur et les deux glumelles et c'est dans ce sens qu'il est employé depuis dans les diagnoses latines : *anthoecium hermaphroditum*, par ex. Bien que se référant à O. STAPF, L. R. PARODI **(15)** soucieux de se conformer aux strictes homologies entre les organes floraux des Graminées et ceux des autres groupes, a voulu réserver le nom d'antecio (anthoecium) aux seules bractées à l'exclusion de la fleur proprement dite. C'est cette définition restrictive que proposent F. A. MCCLURE et T. R. SODERSTROM dans la note citée plus haut.

Même que l'on s'en tienne à la définition la plus habituelle de la fleur chez les Graminées, à savoir organes sexuels et lodicules, on ne peut rien objecter contre le sens donné à l'anthoecium par son promoteur, puisque on peut aussi bien lui faire dire « enveloppe de la fleur » que « fleur et enveloppe ». L'antecio de L. R. PARODI est l'équivalent du stragulum de P. DE BEAUVOIS, avec cet avantage qu'il est plus précis ; il correspond à nos glumelles, au pluriel.

En conclusion, anthoecium est un terme exclusivement agrostologique, prévu pour remplacer celui de flosculus mal approprié. Cité par W. T. STEARN, il manque généralement dans les dictionnaires de botanique.

Floret (*flosculus* = petite fleur). — Ce diminutif est l'équivalent anglais d'anthoecium. Précisé dans son usage agrostologique par O. STAPF **(17)**, il provient de ce que les anciens auteurs l'appliquaient aux petites fleurs, fleurettes ou fleurons, groupés en des ensembles plus immédiatement discernables, comme l'épillet et surtout le capitule des Composées. P. DE BEAUVOIS indique : « Les fleurs ainsi réunies (dans une locuste) se nomment fleurettes, *flosculi.* » En français fleurette n'a jamais été consacrée dans ce sens agrostologique précis. Bien qu'il soit fâcheux d'user de ce diminutif pour désigner une fleur complète et ses bractées annexes, il est clairement défini dans les glossaires et textes agrostologiques anglais, C. E. HUBBARD **(8** p. 199) dit que la fleur est subsessile « betwen two bracts (lemma and

palea), the whole forming a floret or false flower »; ou encore (**9** p. 441) « lemma and palea with the enclosed flower ». Pour W. D. CLAYTON (**5** p. 1) « ..., the whole (lemma, palea and flower) termed a floret ». Par contre, dans les dictionnaires de botanique, floret reprend son sens commun.

Certains agrostologues emploient anthoecium pour les épillets définis, du type panicoïde, et reviennent à flosculus pour les épillets multiflores indéfinis. Les auteurs de langue allemande, H. J. CONERT, par ex. (**6** p. 129) adoptent également les diminutifs *flosculus* et blütchen.

Avec F. A. MCCLURE (**11**) l'unité organographique floret devient une unité biomorphologique intégrant son mode de séparation de la plante mère. Lorsque la lemma reste étroitement adhérente au caryopse, la désarticulation se fait nécessairement sur la rachéole et l'unité « floret » de F. A. MCCLURE comprend alors : un article de la rachéole et sa lemma[1]; le pédicelle floral et sa paléa; le caryopse et les lodicules. Une telle définition cesse d'être applicable à l'ensemble des Graminées. Dans le seul genre *Eragrostis* il est des espèces chez lesquelles la désarticulation se fait en florets, au sens de F. A. MCCLURE, il en est d'autres dont le caryopse et la lemma se désarticulent indépendamment de la rachéole qui persiste encore quelque temps.

Le terme de diaspore, ou semence, permet de désigner de telles unités, dont on sait que leur constitution peut varier depuis le grain nu des *Sporobolus* jusqu'aux fragments de panicules, d'épis ou de racèmes, entraînant plusieurs épillets, comme chez les *Stenotaphrum*, *Pennisetum*, *Hordeum*, en passant par le caryopse glumellé (floret) des Festucées, l'épillet entier des *Panicum*, etc. (Cf. : C. E. HUBBARD **9** p. 395; H. JACQUES-FÉLIX **10** p. 33).

Dans ces conditions le callus lui-même peut être aussi bien la base de l'anthoecium, dans le cas des caryopses glumellés (antopodio de L. R. PARODI), que la base de l'épillet, dans le cas des Andropogonées, etc. Nous n'avons pas l'équivalent français de floret, le terme fleurette n'étant employé qu'incidemment dans son sens commun. Sans remettre en cause le concept de la fleur, nous disons, en substance, qu'elle est glumellée chez les Graminées : J. BOSSER (**1**) p. 33 « Elle est formée des lodicules, des étamines et du pistil »; p. 431 « Chez les graminées, elle se compose de deux bractées... de deux ou trois lodicules, de l'ovaire et des étamines »; H. JACQUES-FÉLIX (**10**) p. 26 « ... les organes floraux proprement dits comprenant... a) un périanthe souvent réduit et représenté par les lodicules; *b*) le verticille des étamines; *c*) le pistil »; p. 336 « organes de la reproduction (étamines, pistil) et leurs enveloppes (lodicules, glumelles) ». On voit que le mot fleur exprime deux objets différents, selon qu'il s'agit d'organographie, où les homologies sont respectées, ou de morphologie descriptive, où la commodité l'emporte. Sans être recommandable ce procédé peut être toléré, car la citation de la fleur n'est qu'un préalable toujours suivi de la description des glumelles, souvent plus caractéristiques que ne le sont les organes sexuels.

1. Lorsque l'anthoecium est solitaire ou terminal, l'article de la rachéole se réduit au callus.

AUTEURS	ÉPILLET	PARTIES DE L'ÉPILLET						ORGANES SEXUELS
P. de Beauvois (1812)	locusta	BALE gluma	gluma	← FLEURETTE → STRAGULE paillette	paillette	LODICULE écaille	écaille	
Alph. de Candolle (1835)	épillet	GLUME valve	valve	GLUMELLE valve	valve	GLUMELLULE écaille	écaille	
Stapf (1887 et 1904)	spicula spikelet	gluma glume	gluma glume	← ANTHOECIUM FLORET → valva valve	palea valvule	lodicula lodicule	lodicula lodicule	
Piper (1906)	idem	idem	idem	lemma	palea	idem	idem	
eoglale (1826)	idem	idem	idem	idem	idem	idem	idem	
Parodi (1955)	spicula espiguilla	gluma gluma	gluma gluma	ANTECIO lemma glumela	palea glumela	← FLOR → lodicula glumelula	lodicula glumelula	
allemande	spicula Ährchen	gluma Hüllspelze	gluma Hüllspelze	← FLOSCULUS BLÜTCHEN → lemma Deckspelze	palea Vorspelze	lodicula Lodicule	lodicula Lodicule	
français	spicula épillet	gluma glume	gluma glume	← ANTHOECIUM ANTÉCIE → lemma lemme glumelles	palea paléole	lodicula lodicule	lodicula lodicule	

N B. — En bas, sous *Anthoecium,* lire : Anthecie.

EN RÉSUMÉ : nous constatons qu'un accord relatif s'est établi sur la dénomination des pièces considérées isolément; mais les équivalences sont nombreuses. Les termes, nécessairement assez généraux, empruntés aux langues anciennes : pellicule, écaille, paillette, valve, gousse, couverture, case, logement, etc., pouvaient s'appliquer à n'importe quelle pièce de l'épillet. Puis on a voulu en préciser le sens au moyen d'adjectifs ou formes diminutives : glume fertile, paléa inférieure, glumellule, etc. A ces synonymies se sont ajoutées les transcriptions variées d'un même terme : paléa, pale, palet, palette, paillette, paléole, etc. Le manque de concertation entre les fondateurs de l'agrostologie et le compartimentage des langues ont abouti à cette prolifération. Ainsi l'influence de A. DE CANDOLLE a été prépondérante sur les botanistes de langue latine (voir PARODI au tableau) et nous avons conservé longtemps les expressions glumes, glumelles et glumellules.

Une évolution s'est également produite sur le concept et la désignation de certains ensembles. Si le principe des trois enveloppes de P. DE BEAUVOIS

a été abandonné, celui d'une unité constituée par les glumelles et la fleur s'est maintenu. C'est ici qu'apparaissent des divergences où interviennent des considérations pratiques et des théories contradictoires sur le périanthe de la fleur graminéenne.

1. D'après la conception la plus usuelle, lemma et paléa sont des bractées; les lodicules sont le périanthe. En ce cas la fleur est monochlamydée et il est fautif de lui attribuer les glumelles.

2. Pour J. SCHUSTER **(19)** et plus récemment M. CHADEFAUD **(4)** qui s'appuie surtout sur une comparaison avec la fleur de *Flagellaria*, la paléa résulte de la soudure de deux pièces du verticille externe, la troisième faisant défaut; les lodicules sont le deuxième verticille. En ce cas la fleur est diplochlamydée; elle intègre la paléa; la lemma reste une bractée axillante.

3. Enfin, selon une autre théorie (HACKEL, VAN TIEGHEM, PILGER, etc.) encore soutenue récemment par L. EMBERGER **(7)**, toutes les pièces insérées sur le pédicelle floral sont des bractées distiques : les lodicules antérieures ne sont qu'une seule bractée bifide et la lodicule postérieure (souvent absente) est insérée à un niveau supérieur. En ce cas la fleur, achlamydée, n'est formée que des seuls organes sexuels.

Pour prendre parti nous dirons que les deux dernières théories font une large part aux hypothèses. L'une en accordant une double origine à la paléa, dont le caractère de préfeuille nous parait évident, et en postulant une pièce antérieure, dont on n'a jamais observé de vestige. L'autre en prétendant que les lodicules antérieures ne sont qu'une pièce, alors qu'elles sont souvent largement séparées, et en imaginant un entrenœud entre les lodicules antérieures et la postérieure.

Que les lodicules soient également des membres foliaires cela est bien évident, et les partisans de la fleur achlamydée pourraient prétexter de ce qu'elles en conservent curieusement certains caractères. T. TATEOKA et R. TAKAGI **(21)** ont observé que les micropoils bicellulaires se retrouvaient, à quelques exceptions près, sur les lodicules des espèces dont les feuilles en sont normalement pourvues.

Mais si l'on admet qu'il y a périanthe quand l'ordre distique fait place à l'ordre cyclique, alors on peut dire que les lodicules sont bien florales. P. DE BEAUVOIS le disait déjà : « Toutes les parties des Graminées, depuis les feuilles jusqu'aux organes de la fructification, sont engainantes et insérées alternativement, excepté les Écailles de la Lodicule. »

Pour nous le type de la fleur graminéenne nous est donné par une figure de *Bambusa* présentée par F. BUTZIN (2 Abb. 3). On y reconnaît facilement une fleur axillée par une feuille (lemma), pourvue d'une bractée (paléa), puis constituée de trois cycles ternaires : celui des lodicules et ceux des étamines.

Ces divergences théoriques incitent à la tolérance à l'égard d'une conception pragmatique de fleur glumellée, floret, ou anthoecium, qui intègre cependant la lemma jamais revendiquée comme partie du périanthe classique. Instruit de ce que l'apparente simplicité d'un verticille peut cacher une constitution hétérogène, R. NOZERAN **(13)**, se référant surtout

au *Streptochaeta*, n'attache au mot périanthe qu'un sens commun, et cela lui importe peu que l'enveloppe ainsi désignée soit constituée de pièces portées par des axes successifs.

Il est évident que l'association des glumelles à la fleur graminéenne est plus constante que ne l'est celle du périanthe à la fleur dans bien d'autres groupes. On n'hésite pas à considérer que les glumelles représentent une fleur vestigiale lorsqu'elles sont vides, ou une fleur virtuelle si elles sont peu développées. Chez les Andropogonées, et chez les Maydées (fl. ♀), où elles sont à leur tour protégées par les glumes ou des gaines foliaires, elles n'en continuent pas moins à définir les fleurs de l'épillet, bien que parfois la paléa soit réduite ou absente, surtout sur la fleur vestigiale. Après celle de O. Stapf (17) la définition de C. E. Hubbard (9 p. 441) est explicite sur ce point : « florets may be bisexual and perfect, or unisexual and male or female, or barren (neuter), or reduced to the lemma. »

C'est dans cette double acceptation de fleur avec glumelles et de glumelles sans fleur, que le concept anthoecium est utile. Sa simple citation permet de passer à la description des organes dont il est constitué. Son usage n'exclut pas celui de fleur : épillet uniflore, anthoecium inférieur réduit à la lemma, par ex.

En conclusion le terme d'anthoecium, désignant l'unité de fait qu'est la fleur glumellée, s'impose en glossologie descriptive. Il conviendrait de disposer d'un terme français équivalent, car celui de fleur (sous-entendue, glumellée) est critiquable. Glumifleur, par analogie avec Glumiflores, serait correct mais assez lourd. La simple transcription d'anthoecium en anthécie semble plus satisfaisante.

Les termes français les mieux accordés à ceux dont l'usage est le plus répandu seraient : glumes, lemma, paléa et lodicules; puis : glumelles (lemma + paléa) et anthécie (glumelles + fleur). Les tournures francisées, lemme et paléole, sont admissibles mais non indispensables.

Bibliographie

1. Bosser J. — Graminées des pâturages et des cultures à Madagascar. ORSTOM, Paris (1969).
2. Butzin F. — Neue Untersuchungen über die Blüte Gramineae. Th. 183 p. Berlin (1965).
3. Candolle A. de. — Introduction à l'étude de la Botanique. 2 vol. (1835).
4. Chadefaud M. — Remarques sur quelques pollens de plantes tropicales, particulièrement intéressants des points de vue palynologique ou systématique. Rev. Gen. Bot. **62** : 641-660 (1955).
5. Clayton W. D. — *Gramineae* (part I) in Fl. Trop. East Afr. (1970).
6. Conert H. J. — *Merxmuellera*, eine neue Gattung der Gramineen. Senkenberg. biol. **51** : 129-133 (1970).
7. Emberger L., in M. Chadefaud et L. Emberger. — Les Végétaux vasculaires. **2** (2) (1960).
8. Hubbard C. E. — *Gramineae* in Hutchinson : The Families of Flowering Plants. **2** (1934).
9. Hubbard C. E. — Grasses. Londres (1968).

10. Jacques-Félix H. — Les Graminées *(Poaceae)* d'Afrique Tropicale. Paris (1962).
11. McClure F. A. — The Bamboos; a fresh perspective. Cambridge, USA (1966).
12. McClure F. A. and Soderstrom T. R. — The agrostological term anthecium. Taxon **21** : 153-154 (1972).
13. Nozeran R. — Contribution à l'étude de quelques structures florales. Ann. Sc. nat. Bot., ser. 16, **11** : 1-224 (1955).
14. Palisot de Beauvois A. M. F. J. — Essai d'une nouvelle Agrostographie (1812).
15. Parodi L. R. — Gramineas Bonaerenses, 5e ed. Buenos Aires (1958).
16. Piper Ch. V. — North American Species of *Festuca*. Contrib. U.S. Nation. Herbar. **10** : 1-48 (1906).
17. Stapf O. — *Gramineae* in W. T. Thiselton-Dyer : Flora Capensis 7-1 (1897).
18. Stapf O. — *Xerochloa* R. Br. (desc. emend.). Bot. Jahr. **35** : 64-68 (1904).
19. Schuster J. — Uber die Morphologie der Grasblüte. Flora **100** : 213-266 (1909).
20. Stearn W. T. — Botanical Latin. Londres (1966).
21. Tateoka T. and Takagi T. — Notes on Some Grasses XIX. Systematic Significance of Microhairs of Lodicule Epidermis. Bot. Magaz. Tokyo **80** : 394-403 (1967).
22. Usher G. — A dictionnary of Botany. Londres (1966).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum — Paris.